

榆科榉属的植物地理学*

萨 仁¹, 苏德毕力格²

(1 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 2 中国环境科学院, 北京 100012)

摘要: 榉属是东亚-地中海间断分布属, 分属于东亚植物区、地中海植物区及伊朗-土兰植物区。根据现存榉属植物的形态演化趋势、细胞学、孢粉学证据及其化石资料和古地质历史事件相结合分析, 该属植物是第三纪温带森林的子遗成分而且第三纪末期的喜马拉雅造山运动及第四纪的冰川作用是榉属植物演化的主要动力。在欧洲, 由于喜马拉雅造山运动及第四纪冰川作用的较强烈, 使分布于此的榉属植物受到严厉的生存竞争, 未能适应环境的物种遭受灭绝, 少数进行适应性变异的物种在极端环境条件下生存了下来。而东亚地区由于自然环境相对较稳定, 便成了榉属植物的避难所, 因此也保留了榉属植物种较为古老的种类。

关键词: 榆科; 榉属; 植物地理

中图分类号: Q 948 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-2700(2003)02-0123-06

Phytogeography of *Zelkova* (Ulmaceae)

SA Ren¹, Sudebilige²

(1 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

2 China Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China)

Abstract: The present article has comprehensively studied the phytogeography of the genus *Zelkova* (Ulmaceae). The genus disjunctly distributed in East-Asia and Mediterranean, and belongs to Eastern Asiatic Region, Mediterranean Region and Irano-Turanian Region. Based on the morphological evolutionary trends, evidences from cytology and palynology, and combined with fossil distribution and geological events, we suppose that *Zelkova* is the relics of Tertiary temperate flora once wide spread throughout north hemisphere. The Late Tertiary orogeny of Himalaya and the Quaternary glaciation were the main factors intensively influenced the European *Zelkova*, whereas in East Asia, the effects were relatively insignificant.

Key words: Ulmaceae; *Zelkova*; Phytogeography

榆科是被子植物系统演化的关键类群, 而且其多数种类是重要的木材资源。不同学者将广义的榆科 (Ulmaceae) 分为两个亚科 (Ulmoideae, Celtidoideae) (Engler & Prantl, 1893; Hutchinson, 1967; Thorne, 1968; Cronquist, 1988) 或两个不同的科 (Ulmaceae, Celtidaceae) (Link, 1831; Grudzinskaya, 1967; Wiegrefe 等, 1998), 并对其进行了广泛的研究。然而由于不同学者所依据的分类性状不同或对性状的把握尺度不同, 对一些属的系统位置持有不同观

* 基金项目: 中国科学院重要方向性项目 KSCX 2-SW-108 及特别支持费 STZ-00-30 资助

收稿日期: 2002-09-04, 2002-10-28 接受发表

作者简介: 萨仁 (1972-) 女, 助研, 博士, 主要从事植物系统学研究。

点,如榉属 (*Zelkova*),有些学者认为应归属于 Ulmoideae 或 Ulmaceae (Planchon, 1873 ; Grudzinskaya, 1967 ; Giannasi, 1978 ; Kubitzki 等, 1993),而有些则置于 Celtidoideae 或 Celtidaceae (Engler & Prantl, 1893 ; Hutchinson, 1967 ; Swetizer, 1971) (表 1)。因此,对这些类群进行广泛深入的研究是非常必要的。基于植物的系统发育与地理分布相一致的原理,本文将对榉属进行植物地理学研究,为揭示其系统发育,乃至整个榆科的全面理解提供基本资料。

表 1 对榉属系统位置的不同观点
Table 1 Systematic position of *Zelkova*

	Planchon (1873)	Engler & Prantl (1893)	Hutchison (1967)	Grudzinskaya (1967)	Swetizer (1971)
Ulmaceae or Ulmoideae	<i>Zelkova</i>			<i>Zelkova</i>	
Celtidaceae or Celtidoideae		<i>Zelkova</i>	<i>Zelkova</i>		<i>Zelkova</i>

	Giannasi (1978)	Takaso & Tobe (1990)	Omori & Terabayashi (1993)	Zavada & Kim (1996)	Ueda <i>et al.</i> (1997)	Wiegrefe <i>et al.</i> (1998)
Ulmaceae or Ulmoideae	<i>Zelkova</i>	<i>Zelkova</i>	<i>Zelkova</i>	<i>Zelkova</i>	<i>Zelkova</i>	<i>Zelkova</i>
Celtidaceae or Celtidoideae						

榉属是东亚 – 地中海间断分布属。自 Asa Gray (1840) 首先发现太平洋两岸物种相似性的一个半世纪以来,有关间断分布类群的研究得到了长足发展,但因条件所限,研究类群及范围受到较大的局限性。因此,榉属植物地理学的深入研究无疑将为间断分布的原因及机制的理解提供可靠依据。另外,榉属植物还具有重要的经济意义。大多榉属植物木材致密坚硬,纹理美观,不易变形而供造船、桥梁、车辆、家具等的上等木材;树皮含丰富的纤维是人造棉、绳索及造纸原料;树皮和叶供药用。因此,榉属植物全面深入的研究对其资源的开发利用也是意义重大。

1 分类简史

榉属是由 Spach 于 1841 年首先建立,并置于荨麻科 (Urticaceae) 中。该属植物以乔木、雌雄同株、叶互生具齿,羽状脉、托叶分离、花被 4~5 裂片与雄蕊同数、子房无柄、核果等共有形态特征组成的明显的单系类群 (Wang 等, 2001)。

自榉属建立以来,由于不同学者对性状的把握尺度不同,对一些种的分合及分类学等级的划分持有不同观点,使有效发表的学名多达 17 个。Czerepanov (1957) 首先对全世界榉属植物进行过分类修订,将榉属归为 6 种。除此之外,该属的分类学研究多局限于地方性的植物志或个别种的描述。Czerepanov (1957) 承认了 Hayata 于 1920 年发表的分布于台湾的种 *Z. formosana*,而此种被后人证实为是 *Z. serrata* 的变异。此后,Di Pasquale (1992) 根据分布于意大利西西里岛的标本发表了新种 *Z. sicula*,使现存榉属植物组成仍为 6 种。

2 现代地理分布及其分布区类型

榉属为地中海 – 东亚间断分布属 (图 1)。其中,欧洲南部 2 种 (*Z. abelicea*, *Z. sicula*)。 *Zelkova abelicea* 是希腊特有种,只见于 Crete (克里特岛)。 *Zelkova sicula* 分布于意大利的西西里岛、希腊的克里特岛及里海地区。西南亚 1 种 (*Z. carpinifolia*),见于俄罗斯的

高加索地区、伊朗及土耳其。东亚 3 种，我国均有分布，见于华南、华北、华中及华东的各省区 (Chen & Fu, 1998)。其中，*Z. schneideriana* 及 *Z. sinica* 为我国特有种。*Z. schneideriana* 分布于陕西南部、甘肃南部、江苏、安徽、浙江、江西、福建、河南南部、湖北、湖南、广东、广西、四川东南部、贵州、云南和西藏东南部。*Z. sinica* 分布于甘肃、陕西、四川北部、湖北西北部、河南、山西南部及河北。*Z. serrata* 分布于辽宁、陕西、甘肃、山东、江苏、安徽、浙江、江西、福建、台湾、河南、湖北、湖南和广东省，还延伸至日本及韩国。

根据 Takhtajan (1986) 的世界植物区系分区，榉属植物属于东亚植物区 (*Z. schneideriana*, *Z. serrata*, *Z. sinica*)、地中海植物区 (*Z. abelicea*, *Z. sicula*) 及伊朗 - 土兰区 (*Z. carpinifolia*)。

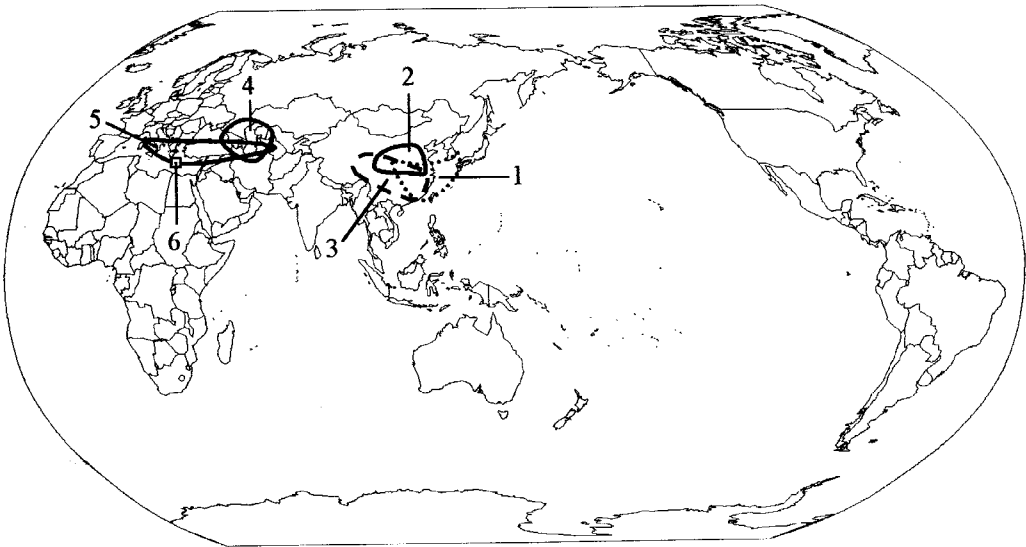


图 1 榉属植物的现代地理分布

Fig. 1 Geographical distribution of *Zelkova*

1. *Z. serrata* ; 2. *Z. sinica* ; 3. *Z. schneideriana* ; 4. *Z. carpinifolia* ; 5. *Z. sicula* ; 6. *Z. abelicea*

3 性状演化趋势及现代地理分布格局成因的探讨

3.1 形态学

以榉属植物叶片形态为例 (Wang 等, 2001) 分析，该属植物叶片形态的变化是适应旱化、寒化演化的。如：叶边缘细齿→粗齿；叶边缘浅波→深波；叶边缘锯齿状→钝齿；叶先端渐尖→钝；侧脉多→少；气孔分布集中→近等距离；叶表皮蜡质纹饰无→有。

叶边缘齿的深化及变大可以减小叶面积，而且叶表面蜡质纹饰都减少植物的蒸腾，有利于水分的保持。叶脉是植物的传输组织，植物在极端恶劣的环境下 (干旱、寒冷)，其代谢速度将变得缓慢，维管组织退化，叶脉数目将减少。叶片形态的演化趋势说明，东亚分布的榉属植物保留了较多的原始性状，而欧洲及西亚的类群是相对进化的类群。

3.2 细胞学

众所周知,染色体是遗传物质 DNA 的载体,而且还能调节 DNA 的活动。因此,染色体的差异是植物系统发育及进化的重要信息。榉属植物中,除 *Z. sicula* ($3x = 42$) 为三倍体外,其余种均为二倍体 ($2x = 28$)。染色体的多倍化由于既降低了遗传分离的程度,又克服了两个分化明显的种的杂交后代的不育性,因而是稳定这些有价值的新基因型的途径,是植物对恶劣环境适应的有效措施,多倍体的许多基因型能忍耐范围很广的环境条件。该种形态性状也表明其显然是现存榉属中最为进化的类群。

该种第三纪广布于欧洲 (Nakagawa 等, 1998), 但目前局限于意大利的西西里岛、希腊的克里特岛及里海地区。

3.3 孢粉学

花粉形态在解决物种的分类及系统位置有一定的作用。东亚地区榉属植物的花粉粒较小,而欧洲的较大,其中, *Z. sicula* 的最大 (Nakagawa 等, 1998)。榉属植物是虫媒植物,因而花粉粒变大有利于其花粉的传播。另外, *Z. sicula* 花粉粒还有 Y-标记及四分体类型的出现 (Nakagawa 等, 1998), 也充分说明了此种是该属种的最进化种类。

3.4 分布区特点及古地质历史事件

榉属植物分布于东亚地区、地中海地区及伊朗-土兰地区 (Takhtajan, 1986)。从榉属植物分布区特点分析,东亚植物区物种组成相当丰富,而且包含了大量的特有成分和古老子遗物种,是古老植物保存中心的一个“活化石”。东亚地区分布的榉属植物的形态及孢粉学证据都说明该地区分布的榉属植物无疑都是较原始的类群。地中海植物区系与东亚植物区系有着密切的联系。地中海植物区中古老的第三纪子遗种较少,而年轻的特有种类较多,其植物区系的发生和日益的干旱化有关。在该区分布的 *Z. sicula* 无论是其形态学证据,还是细胞学和孢粉学证据都表明该种是榉属中最为进化的类群。伊朗-土兰地区的特点是具有非常多的特有种。大部分地区为干旱或半干旱地区,有些地区尚保存有中生性森林的子遗植物。地中海的成分也表现得很明显,充分说明该植物区与地中海植物区的紧密联系。

榉属植物第三纪广布于北半球的温带,甚至在中国的热带、亚热带地区也有出现 (郭双兴, 1983)。在欧洲,格鲁吉亚东北部 (Sttuchlik 等, 1993)、法国 (Lac Chambon, 埃罗省) (Leroy 等, 1996)、意大利 (里亚诺) (Nakagawa 等, 1998) 及希腊 (Van Der Wiel 等, 1987) 都发现了本属植物的化石。在亚洲,日本的北海道发现早至中始新世的榉属植物化石。在我国,始新世的辽宁抚顺、湖南湘乡,渐新世云南景谷,及中新世山东临朐 (中国科学院植物研究所,南京地质古生物研究所《中国新生代植物》编写组, 1978)。其中,最晚的为在法国发现的第四纪晚更新世的化石。

榉属植物的现代地理分布特点及化石证据都说明该属曾经是包括欧亚大陆的古地中海分布属。在欧洲,晚第三纪的喜马拉雅造山运动影响非常强烈,而且第四纪间歇性的冰川作用使古地中海逐渐消退,气候旱化,使植物也产生了一系列的旱生适应。不连续的海进、海退现象对该地区分布的榉属植物的影响较大,使该地区的植物向着适应旱化、寒化生境演变、发展,使广泛分布于此地区的榉属植物其分布区急剧缩小,逐渐形成现代的分布格局。在法国发现的第四纪晚更新世的化石说明,第四纪的冰川作用是在欧洲导致榉属植物分布区缩小的更主要的原因。由于东亚地区受喜马拉雅造山运动及第四纪冰川作用的

影响相对较弱，该地区榉属植物得以保存下来。

榉属植物的现代间断分布格局还可利用长距离散布原理解释，但是该属植物是虫媒传粉植物的事实否定了其为长距离散布的可能性。

榉属植物的现代地理分布特点及性状演化趋势是与古地质历史事件相吻合的，在第三纪末期强烈的喜马拉雅造山运动及第四纪冰川作用的影响下，该属植物是向着适应旱化、寒化生境演化发展的，未能适应新环境的物种及居群遭受灭绝。东亚及地中海沿岸一些相对温暖湿润的环境成为了这些子遗类群的避难所。

〔参 考 文 献〕

- 中国科学院植物研究所，南京地质古生物研究所《中国新生代植物》编写组，1978. 中国植物化石，第3册，中国新生代植物 [M]. 北京：科学出版社
- 郭双兴，1983. 我国晚白垩世和第三纪植物地理区与生态环境的探讨. 中国古生物地理区系 [M]. 北京：科学出版社，164—177
- Chen CJ, Fu LK, 1998. *Zelkova*. In Chen Huan-yong, Huang Cheng-jiu (eds.), *Reipublicae Popularis Sinicae* [M]. Beijing: Science Press, 22: 334—413
- Cronquist A, 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants [M]. 2nd edn. Bronx: New York Botanical Garden
- Czerepanov S, 1957. Revision specierum generum *Zelkova* Spach et *Hemiptelea* Planchon [J]. *Bot Mat Gerbariya Bot Inst V I Komarova Akad Nauk SSSR*, 18: 58—72
- Di Pasquale G, Garfi G, Quézel P, 1992. Sur la présence d'un *Zelkova* nouveau en Sicile sud-orientale (Ulmaceae) [J]. *Bioscisme Mésogéen*, 8 (4) - 9 (1): 401—409
- Engler A, Prantl K, 1983. Die natürlichen pflanzenfamilien, 3 [M]. Berlin: Bornträger
- Giannasi DE, 1978. Generic relationships in the Ulmaceae based on flavonoid chemistry [J]. *Taxon*, 27 (4): 331—344
- Gray A, 1840. Dr. Siebold, Flora Japonica (review) [J]. *Am J Sci Arts*, 39: 175—176
- Grudzinskaya IA, 1967. The Ulmaceae and reasons for distinguishing the Celtidoideae as a separate family Celtidaceae Link [J]. *Bot Zhurn*, 52: 1723—1749
- Hayata B, 1920. *Zelkova formosana* [J]. *Icon Pl Form*, 9: 104
- Hutchinson J, 1967. The genera of flowering plants, 2 [M]. Oxford: Clarendon Press
- Kubitzki K, Rohwer JG, Bittrich V, 1993. The families and genera of vascular plants. In Kubitzki K (ed.), *Flowering Plants: Dicotyledons* [M], 601—611
- Leroy SAG, Roiron P, 1996. Latest Pliocene pollen and leaf floras from Bernasso palaeolake (Escandorgue Massif, Hérault, France) [J]. *Rev Palae Palyn*, 94: 295—328
- Link DHF, 1931. Handbuch zur Erkennung der nut zharsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse, 2 [M]. Berlin: Haude & Spener
- Nakagawa T, Garfi G, Maurice R, et al, 1998. Pollen morphology of *Zelkova sicula* (Ulmaceae), a recently discovered relic species of the European Tertiary flora: description, chromosomal relevance, and palaeobotanical significance [J]. *Rev Palae Palyn*, 100: 27—37
- Omori Y, Terabayashi S, 1993. Gynoecial vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales) [J]. *J Pl Res*, 106: 249—258
- Planchon JE, 1873. Ulmaceae. In De Candolle A P (ed.), *Predromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, 17 [M]. Paris: Truettel & Würtz
- Stuchlik L, Kvavadze E, 1993. Spore-pollen spectra of surface samples from *Zelkova* forests in the Babaneuri Reservation (East Georgia) [J]. *Acta Palaeobot*, 33 (2): 357—364

Sweitzer EM, 1971. Comparative anatomy of Ulmaceae [J]. *Journal of the Arnold Arboretum*, **52** (4) : 524—585

Takaso T, Tobe H, 1990. Seed coat morphology and evolution in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales) [J]. *Bot Mag Tokyo*, **103** : 25—41

Takhtajan A, 1986. Floristic Regions of the World [M]. Berkeley, Los Angeles and London : University of California Press

Terabayashi S, 1991. Vernation patterns in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales), and their evolutionary and systematic implications [J]. *Bot Mag Tokyo*, **104** : 1—13

Thorne RF, 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants [J]. *Aliso*, **6** : 75—76

Ueda K, Kosuge K, Tobe H, 1997. A molecular phylogeny of Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales) based on *rbcL* nucleotide sequences [J]. *J Pl Res*, **110** : 171—178

Van der Wiel AM, Wijmstra TA, 1987. Phylogeny of the lower part (78 – 120 m) of the core Tenaghi Philippon II, Middle Pleistocene of Macedonia, Greece [J]. *Rev Paleo Palyn*, **52** : 73—88

Wang YF, Ferguson DK, Zetter R, *et al*, 2001. Leaf architecture and epidermal characters in *Zelkova*, Ulmaceae [J]. *Bot J Linn Soc*, **136** : 255—265

Weigrefe SJ, Sytsma KJ, Guries RP, 1998. The Ulmaceae, one family or two? Evidence from chloroplast DNA restriction site mapping [J]. *Pl Sys Evol*, **210** : 249—270

Zavada MS, Kim M, 1996. Phylogenetic analysis of Ulmaceae [J]. *Pl Syst Evol*, **200** : 13—20

* * * * *

《云南植物研究》启事

为了提高我们的服务质量，更好的为广大作者、读者服务。自 2003 年起，在本刊编辑部的网页上，均可查询《云南植物研究》的征稿简则、编辑部的有关通知、以及来稿的流通情况，方便作者及时查阅稿件的处理情况，缩短我们与作者交流的距离。读者可以浏览本刊最新一期的目录，并可及时征订。我们衷心希望广大作者、读者能对我们的工作提出更多的宝贵意见，以便我们及时的改进工作，更好的为大家服务。我们的网址为：
[http : //yoke . chinajournal . net . cn](http://yoke.chinajournal.net.cn)